

SONDERDRUCK

aus

HOLZFORSCHUNG UND HOLZVERWERTUNG

MITTEILUNGEN DER ÖSTERREICHISCHEN GESELLSCHAFT FÜR HOLZFORSCHUNG

1963, 15. Jahrgang, Heft 5

Verlag Georg Fromme & Co., Wien V



Mikromorphologische Befallsymptome beim Holzabbau durch Moderfäulepilze *

Von H. COURTOIS

Mitteilung aus dem Forstbotanischen Institut, Universität München

1963

1. Einleitung und Problemstellung

Der Befallstyp „Moderfäule“ unterscheidet sich von der Braunfäule und Weißfäule unter anderem dadurch, daß die Hyphen der pilzlichen Erreger in den Sekundärwänden der Holzzellen schmale, zylindrische Hohlräume erzeugen, die meist kegelförmig abschließen und häufig in einem bestimmten Anstiegswinkel zur Längsachse der Zelle orientiert sind. Diese Pilze gehören nicht zu den holzerstörenden *Basidiomyceten*, sondern zur Klasse der *Ascomyceten* und zu den *Fungi imperfecti* (9, 18 u. a.)¹.

Ähnliche Abbauförmungen des Holzes wurden schon vor 100 Jahren beschrieben (33, 34). Bei diesen und späteren Beobachtungen war es jedoch nicht möglich, die Erreger dieser Befallsymptome eindeutig zu identifizieren (14, 5, 7, 2). BAILEY und VESTAL (3) untersuchten den Einfluß der Zellwandstruktur auf die Ausbildung solcher Befallsmuster (cavities with conical ends) näher. Sie erkannten, daß die Orientierung der Kavernen — von pilzlichen Ektoenzymen verursacht — vom Richtungsverlauf der Mikrofibrillen abhängig ist. Weiterhin machten sie auf zwei unterschiedliche Lysis-Ebenen innerhalb der Zellwandschichten aufmerksam, aus denen sich die kegelförmigen Endungen der Kavernen ergeben. Diese erklärt FREY-WYSSLING (11) mit der Hydrolyse der Zellulose in bestimmten Ebenen des Kettengittersystems. ROELOFSEN (28) weist auf den Einfluß der Ligninkrustierungen hin, wodurch die Enzyme longitudinal besser als transversal diffundieren. Die von den Moderfäulepilzen ausgeschiedenen Ektoenzyme bauen vorwiegend α -Zellulose und Pentosane ab, greifen in den letzten Befallstadien aber auch Lignin an (32). Die Zellulaseproduktion ist jedoch im Vergleich zu derjenigen der Braunfäuleerreger gering (24).

Unsere Kenntnisse vom mikroskopischen Befallsbild der Moderfäulepilze sind noch sehr unzureichend. Eine Diagnose gründet sich häufig auf das äußere, makroskopisch sichtbare

Schadbild, während die mikromorphologischen Befallsmuster meist nur global erfaßt werden. Sie wurden bisher als mehr oder weniger gleichartig angenommen. Außerdem ist nicht bekannt, ob hinsichtlich der Befallsmuster Unterschiede zwischen den einzelnen Holzarten auftreten, ob verschiedene Pilzarten stets dieselben oder unterschiedliche Befallssymptome erzeugen und ob dieselben gegebenenfalls zur Identifizierung der Pilzarten mit herangezogen werden können. Weiterhin wissen wir nicht, ob sämtliche Zelltypen angegriffen werden und ob dabei ähnliche oder unterschiedlich ausgebildete Befallsmuster entstehen. Auch über die Ausmaße der Kavernen und ihre Abhängigkeit von der Zellwanddicke liegen keine Untersuchungen vor. Schließlich ist auch der Ablauf eines Moderfäulebefalles bisher noch nicht beschrieben worden.

2. Material und Methode

Aus gesundem Splintholz der Holzarten Buche (*Fagus sylvatica* L.), Eiche (*Quercus robur* L.), Kiefer (*Pinus silvestris* L.), Lärche (*Larix decidua* Mill.), Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.), Tanne (*Abies alba* Mill.) und Douglasie (*Pseudotsuga Menziesii* Franco) wurden $0,5 \times 3 \times 10$ cm große Brettchen hergestellt. Auf einem hölzernen Rahmen befestigt, wurden sie 12 Monate in einer industriellen Kühlturm-Rieselanlage ausgelegt und von dem im Wasserkreislauf natürlich auftretenden Mikroorganismen-Gemisch infiziert und angegriffen (20).

Nach Ablauf der Inkubationszeit wurden in einem Abstand von 1 bis 2 mm von den Hirnseiten der Brettchen Querschnitte mit einem Mikrotom bzw. mit einem Gefriermikrotom hergestellt. Ferner entnahmen wir von den Rändern derselben Brettchen Späne und mazerierten sie in einem Gemisch Perhydrol-Eisessig im Verhältnis 1 : 1. An den Querschnitten wurden die Befallsymptome in den Zellwänden bezüglich ihrer Form, Lage und Ausmaß, und an den mazerierten Holzelementen wurden die Befallsmuster mikroskopisch untersucht, gemessen, ihre typischen Formen gezeichnet und fotografiert.

In die Untersuchungen wurden je drei von Moderfäulepilzen befallene Buchen- und Kiefernschwelen einbezogen. Sie waren vor ihrem Einbau mit Schutzsalzen imprägniert worden und lagen 8–9 Jahre im Gleis. Außerdem wählten wir einen teerölgetränkten Kiefernast aus, der mit einer Standdauer von etwa 15 Jahren ebenfalls Moderfäulebefall aufwies. Von den Ober-, Seiten- und Unterflächen der Schwellen sowie aus der Erd-Luftzone des Mastes wurden Stäbe mit einem Querschnitt von 1×2 cm entnommen, deren Länge von der Peripherie der Hölzer bis zum Kern reichte. In Abständen von 5 zu 5 mm wurden sie in der angegebenen Weise untersucht.

Der Autor: Dipl.-Forsting. Horst Courtois, Forstbotanisches Institut, Universität München.

* Gekürzte Fassung einer der Universität München eingereichten Dissertation.

Herrn Professor Dr. W. Liese und Herrn Professor Dr. Dr. h. c. B. Huber möchte ich auch an dieser Stelle für zahlreiche Anregungen und Unterstützungen meinen herzlichen Dank aussprechen.

Die Durchführung der Arbeit wurde teilweise durch eine Forschungsbefehlshilfe ermöglicht, die Herrn Prof. Dr. Liese vom Wirtschaftsministerium Baden-Württemberg über die Deutsche Gesellschaft für Holzforschung zur Verfügung gestellt worden war. Für diese Förderung wird vielmals gedankt.

¹ Da die *Fungi imperfecti* vermutlich bei den *Ascomyceten* einzuordnen sind, wird der Einfachheit halber künftig nur von *Ascomyceten* gesprochen.

Die mikroskopischen Beobachtungen erfolgten im Hell- und Dunkelfeld, im polarisierten Licht und nach dem Phasenkontrastverfahren mit einem Zeiß-Lumipan- oder einem Leitz-Ortholux-Mikroskop, teils an ungefärbten und teils an gefärbten Präparaten. Zur Färbung der Pilzhypen und der Bakterien bzw. zur Kontrastverstärkung für die Mikroaufnahmen wurden folgende Agenzien benutzt:

1. Baumwollblau in Ammann's Medium (10),
2. Pikrinanilinblau (10),
3. Alkalisch Methylenblau (13),
4. Bismarckbraun (10).

Um die Anstiegswinkel der Befallmuster zur Zellenlängsachse mit einem Winkelmesser zu ermitteln, wurden die Präparate mit einem Mikroprojektionsgerät der Firma E. Leitz, Wetzlar, projiziert.

3. Ablauf eines Holzangriffs durch Moderfäulepilze

Grundsätzlich konnten wir feststellen, daß Laub- und Nadelhölzer, die in Kühltürmen oder als Schwellen resp. Masten verwendet wurden, in gleicher Weise von Moderfäulepilzen angegriffen werden. So wählten wir für die Darstellung der Vorgänge eines Pilzangriffs auf die Zellwand Fichten-Spätholz aus einem Kühlturm. Holz aus diesem Milieu eignet sich am besten, weil die konstanten Umweltbedingungen ein kontinuierliches Pilzwachstum ermöglichen und die hohe Feuchtigkeit *Basidiomyceten* fernhält. Die dickwandigen Spätholzellen erleichtern die Untersuchung.

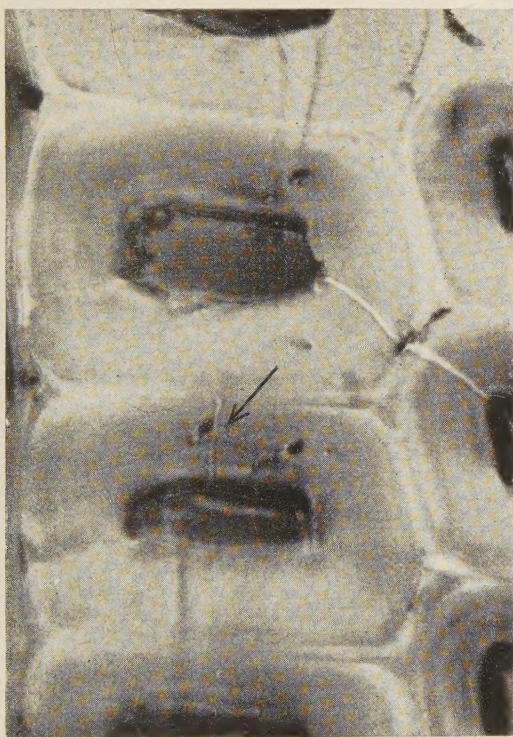


Abb. 1. Initial-Stadium. Zellwanddurchbohrungen im Fichten-Spätholz. Seitenäste der im Zellumen wachsenden Hyphen durchdringen die Zellwände in allen Richtungen. In der S_2 verzweigen sie nochmals und erzeugen die typischen Moderfäulelöcher. Vergrößerung etwa 1500-fach.

Die Hyphen, die die Zellwand durchbohren, bilden meist in der mittleren Sekundärwandschicht feine Seitenhyphen aus. Diese sind auf dem Querschnitt gut zu erkennen, wenn sie transversal zur Tracheidenlängsachse abzweigen (Abb. 1). Unmittelbar danach ändern diese Seitenhyphen ihre Richtung und wachsen, wie die longitudinal abzweigenden Hyphen, in einem bestimmten Winkel zur Längsrichtung der Tracheiden weiter. Diese Orientierung entspricht etwa derjenigen der Mikrofibrillen, wie an Längsschnitten und noch besser an mazerierten Tracheiden im polarisierten Licht zu beobachten ist. Die

Hyphenkanäle verbreitern sich allmählich zu Befallmustern, die im folgenden mit Kavernen bezeichnet werden und deren Gestalt für die Moderfäule symptomatisch ist. Diese Kavernen erscheinen im Initial-Stadium auf dem Querschnitt in der S_2 als einzelne, kleine runde bis ovale Löcher.

Mit fortschreitendem Myzelwachstum treten in der S_2 neue Hyphenkanäle auf. Die bereits vorhandenen schmalen Kavernen verbreitern sich. Ihre Ausdehnung erfolgt nicht selten tangential zur Zellwand stärker als radial, ohne vorerst die Tertiärwand und Mittellamelle zu beeinträchtigen. Auf dem Querschnitt nimmt der Umfang der Kavernen dabei häufig eine mehr unregelmäßig eckige z. T. gezackte Form an. Bei der seitlichen Ausdehnung stoßen benachbarte Hohlräume bald



Abb. 2. Fortgeschrittenes Stadium. Stark angegriffene Zellwände im Fichten-Spätholz. Die Hohlräume in der Sekundärwand erweitern sich, fließen ineinander und lösen dadurch die Tertiärwand allmählich ab. Teilweise deutlich erkennbare Hyphen. Vergrößerung etwa 1080-fach.

aneinander, verschmelzen und trennen so die Zellwand in einen inneren und äußeren Teil (Abb. 2). In diesem fortgeschrittenen Stadium wird die Tertiärwand allmählich mit wenigen, ihr noch anhaftenden Lamellen der S_2 ringförmig abgelöst.

Erst im folgenden späten Stadium erfaßt der enzymatische Angriff auch die widerstandsfähigere Tertiärwand. Aus Abb. 3 geht hervor, daß die Tertiärwand früher zerstört wird als die äußeren Lamellen der Sekundärwand, die Primärwand und Teile der Mittellamelle. Gleichfalls sind mehr oder weniger deutlich Hyphenquerschnitte erkennbar, die jetzt nur noch einseitig den verbliebenen Resten der S_2 anliegen.

Nachdem die Zellwandschichten S_1 bis S_3 weitgehend abgebaut sind, bleibt in der Zerstörungzone zwar ein lückenhaftes aber noch zusammenhängendes Skelett der lokal angegriffenen Mittellamelle, von tief dunkelbraunen amorphen Zersetzungsresten umkleidet, zurück (Abb. 4). Es bildet das letzte Festigkeitsgerüst in der stark zerstörten Randzone des Holzes. Diese verläuft bei den untersuchten Kühlturmproben in einem schmalen Streifen etwa parallel zur Holzoberfläche. Früh- und Spätholz wurden hier offenbar mit gleicher Intensität abgebaut. Der Übergang von der stark zerstörten Randzone zum mäßiger angegriffenen Bereich ist kurz und unvermittelt. Sehr typisch sind diese Bilder bei den Nadelhölzern ausgeprägt.

Während in Kühltürmen sich die Myzelausbreitung im Endstadium auf die Randzonen des Holzes beschränkt und ihr weiteres Vordringen erst nach einem Abtrag dieser Zonen möglich wird, werden Maste und Schwellen relativ gleich-

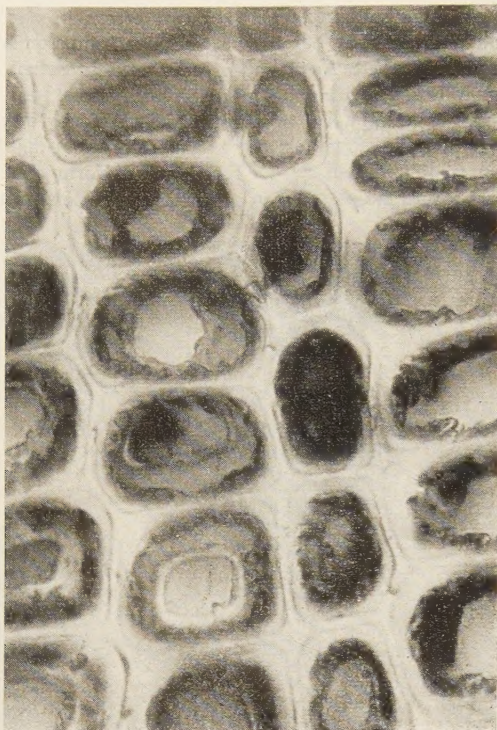


Abb. 3. Spätes Stadium. Bevor die Sekundärwand völlig abgebaut ist, wird im Fichten-Spätholz die Tertiärwand zum größten Teil zerstört. Vergrößerung etwa 770-fach.

mäßig bis in tiefere Holzschichten durchwachsen. Der Übergang von einer stärker zur schwächer befallenen Zone ist hier allmählicher und fließender. Auf dem Querschnitt von Nadelholz-Schwellen, die durch ihre bekannte Ausformung einen

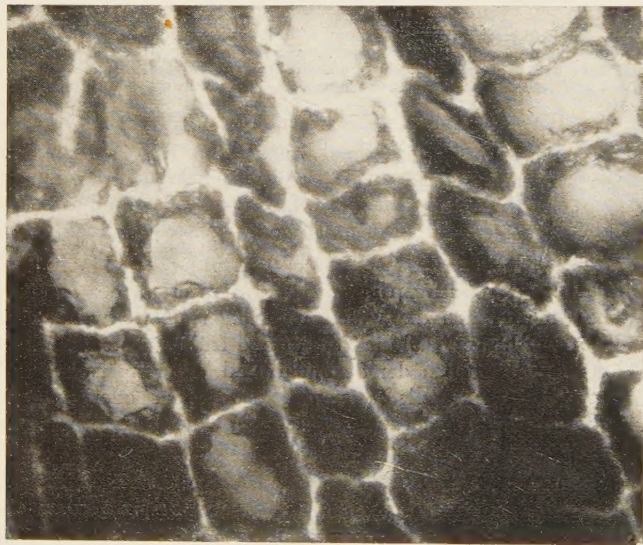


Abb. 4. Zerstörungszone. Ein lückenhaftes Mittellamellen-Gerüst mit dunklen Zersetzungsresten bleibt zurück. Schwach polarisiertes Licht, Vergrößerung etwa 600-fach.

angeschnittenen Faserverlauf aufweisen, folgen die stärker angegriffenen, dunklen Randzonen in zungenförmigen Ausbuchtungen oft dem Spätholz. Beim Laubholz treten diese Unterschiede nicht so deutlich in Erscheinung. In der Erd-Luftzone von Masten werden Zerstörungserscheinungen in der

Zellwand besonders im Spätholz der äußeren Jahrringe sichtbar. Sie nehmen in Richtung Holzinneres ab.

An den Tracheiden des Frühholzes ist im Querschnitt ein schwächerer Befall der dünnen Zellwände nur schwer zu beobachten. Bei einem stärkeren Befallstadium, das hier früher als im Spätholz erreicht wird, erscheinen die Zellwände in einer strukturell undeutlichen Auflösung begriffen. Sie sind durch die dichte Lage der Kavernen oft netzförmig zerstört, wie die Untersuchung mazerierter Fasern ergab.

In den parenchymatischen Markstrahlzellen der Nadelhölzer wurden keine und in den tracheidalen sehr selten typische Kavernen gefunden. Doch unterliegen beide Zellarten ebenfalls einem starken Abbau durch Organismen. Die meist deutlich sichtbaren Zellwandauflösungen vom Lumen her konnten auf Bakterien zurückgeführt werden, die häufig in den Markstrahlen festzustellen waren. Die *Ascomyceten* können aber auch die parenchymatischen Zellwände auf kavernösem Wege auflösen (siehe Laubholz), sie kommen jedoch im Nadelholz als Urheber weniger in Betracht. Die Markstrahlzellen werden demnach mit einer geringeren Intensität von *Ascomyceten* angegriffen als die Längstracheiden.

Wie bereits erwähnt, geht bei den Laubhölzern der Ablauf eines Moderfäuleangriffs ähnlich vonstatten wie bei den Nadelhölzern. Auch hier führt der Pilzbefall zum völligen Abbau der zelluloseenthaltenden Zellwandschichten. Desgleichen ist die Intensität des Angriffs auf die einzelnen Zellelemente, nach ihrem unterschiedlichen Zerstörungsgrad zu urteilen, verschieden groß. Am häufigsten werden die Fasern befallen. Es folgen mit einem etwas geringeren Zerstörungsgrad das Holzparenchym und zuletzt die Gefäße. In den Zellwänden treten mit Ausnahme einiger Abweichungen ähnliche Befallmuster auf wie bei den Nadelhölzern. An die Fasern angrenzende Markstrahlzellen und einzeln auftretende Strangparenchymzellen werden wahrscheinlich von Bakterien bevorzugt angegriffen



Abb. 5. Die äußeren, an die Fasern grenzenden Markstrahlparenchymzellen der Buche sind oft besonders stark angegriffen. In den übrigen Markstrahlzellen schmale Kavernen in spiralförmiger Anordnung. Vergrößerung etwa 840-fach.

(Abb. 5). Gleichfalls war zu bemerken, daß die engen Gefäße häufiger Befallmuster aufwiesen, während sie in den weiten Tracheen erst in den stärker angegriffenen Partien auftraten (Abb. 6).



Abb. 6. Gefäßwand mit Befallmustern der Formengruppe 12 und darin teilweise sichtbaren Hyphen. Vergrößerung etwa 960-fach.

4. Die Befallmuster und ihre Formengruppen

Die Befallmuster lassen sich am besten an mazerierten Zellen beobachten, wenn diese aus der Übergangszone vom schwächer zum stärker angegriffenen Bereich stammen. In dieser Zone sind Formenreichtum und Anzahl der Muster meist optimal vorhanden. Doch kann es vorkommen, daß die Befallspuren in der Wand einer einzelnen Zelle sehr dicht beieinander liegen und auch ineinander übergehen. Ebenso können einzelne Zellen ungleichmäßig, d. h. an einem Ende schwächer und am anderen stärker, bis zur netzförmigen Auflösung, befallen werden.

Die verschiedenartigen Befallmuster wurden nach folgenden Kriterien zu Formengruppen zusammengefaßt:

1. nach der Zellenart, in der die Muster auftreten,
2. nach der Gestalt und Form der Muster,
3. nach der Lage der Hyphen, d. h., ob sie sich im Zelllumen oder innerhalb der Zellwand befinden und
4. nach dem Anstiegswinkel der Kavernen in der Zellwand.

Zu 1:

In den verschiedenen Zellarten des Holzes wie Tracheiden, Fasern, Gefäße und Holzparenchymzellen treten ähnliche aber auch unterschiedliche Befallmuster auf. Die größte Häufigkeit und Verschiedenartigkeit der Formengruppen ist in den Zellwänden der Tracheiden und Fasern zu finden. Die Holzparenchymzellen weisen lediglich zwei Formengruppen auf und in den Gefäßen ist nur eine zu beobachten.

Zu 2:

Die Befallmuster können verschieden ausgebildet sein. Zu ihrer Unterscheidung sind Gestalt, Länge und Durchmesser

sowie die Art des Überganges von jüngeren zu älteren Stadien von Bedeutung. Die von einer Hyphe erzeugten Befallmuster liegen meist hintereinander in der Zellwand. Sie sind häufig durch deutliche, seltener durch weniger auffallende Übergänge voneinander getrennt und können oft als zum gleichen Typ gehörende Entwicklungsstadien angesehen werden.

Zu 3:

Die Hyphen der Moderfäulepilze erzeugen je nach ihrer Lage, ob im Zelllumen oder innerhalb der Zellwand, von der der Angriff auf die verschiedenen Wandschichten beginnt, unterschiedliche Befallmusterformen. Am häufigsten beginnt der Abbau in der mittleren Zellwandschicht, nachdem die Hyphe in die Zellwand eingedrungen ist. Die Tertiärwand erscheint dann vorerst nicht befallen. Die enzymatische Auflösung der Sekundärwand kann aber auch von Hyphen ausgehen, die im Lumen der Zelle wachsen und zuerst die Tertiärwand lokal angreifen. Hierbei hat die Hyphe nur einseitigen Kontakt mit der Zellwand. Letztlich können beim Angriffsbeginn die äußeren Zellwandschichten (äußere Sekundärwand/Primärwand) bevorzugt abgebaut werden.

Zu 4:

Die Kavernen können ebenfalls nach der Größe der Winkel gruppiert werden, in denen sie zur Längsachse der Zelle ansteigen. Entsprechend der Wuchrichtung der Pilzhypen können gleiche oder ähnlich gestaltete Kavernen in verschiedenen Anstiegswinkeln orientiert sein; es ist aber auch möglich, daß verschiedene Muster im selben Anstiegswinkel vorkommen. Da die Hyphen und somit auch die Kavernen oft dem Steigungswinkel der Mikrofibrillen folgen, ergeben sich hieraus Rückschlüsse auf den Feinbau der Zellwand.

Die Kavernen können in jeder Formengruppe nach Gestalt, Durchmesser und Länge modifiziert auftreten. Weiterhin ist noch zwischen geometrischen, mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Figuren mit bestimmten, festumrissenen Formen und ungleichmäßig gestalteten Mustern mit unregelmäßigen Formen zu unterscheiden.

Im folgenden werden die Formengruppen nach den genannten Kriterien aufgeführt und definiert. Wegen des großen Formenreichtums der Befallmuster ist eine einfache und klare Kennzeichnung der Formengruppen unerlässlich. Eine Nummerierung scheint hierfür am zweckmäßigsten zu sein.

An Tracheiden und Fasern wurde beobachtet, daß — wie bereits beschrieben — drei verschiedene Ausgangssituationen für den Zellwandangriff durch Pilzhypen möglich sind: so beginnt der Abbau a) direkt vom Zelllumen her, b) in der mittleren Sekundärwand und c) in der äußeren Sekundärwand/Primärwand (Abb. 7).

a) Vom Zelllumen ausgehend wird die Sekundärwand unter vorheriger lokaler Auflösung der Tertiärwand angegriffen. Die Muster verlaufen parallel oder fast parallel zur Längsachse der Zelle. Hierbei wurden drei Formengruppen beobachtet:

Geometrische Figuren:

Formengruppe 1: Rechteckige, rhomboide oder trapezförmige Ausnehmungen der Zellwand; keine Kavernen, doch teilweise ihnen ähnlich.

Unregelmäßig ausgebildete Formen:

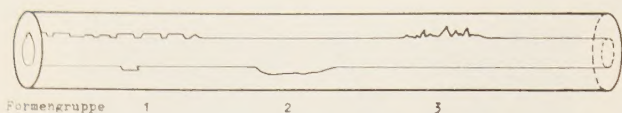
Formengruppe 2: Glattrandige, unregelmäßige Zellwandausnehmungen unterschiedlicher Größe.

Formengruppe 3: Ungleichmäßig gezackte, wie angefressen erscheinende Einkerbungen der Zellwand.

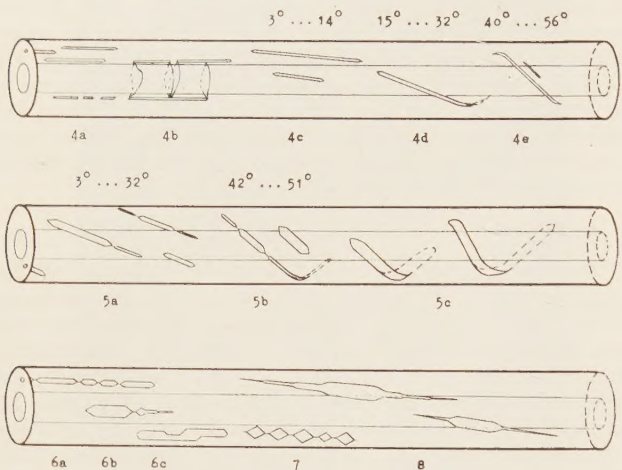
b) Bei einem innerhalb der Sekundärwand beginnenden Angriff wird zunächst nur diese abgebaut und die Tertiärwand erst in einem späteren Stadium. Die Kavernen

1. Befallmuster in der Zellwand von Tracheiden und Holzfasern bei einem Angriff

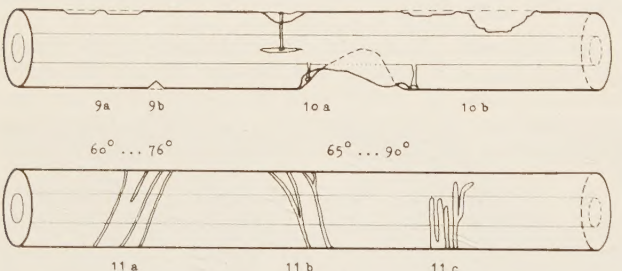
a) vom Zellumen her



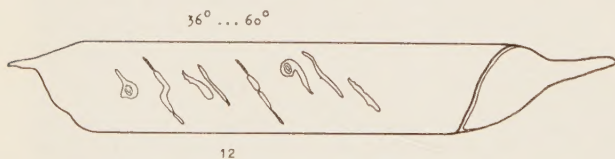
b) aus der mittleren Sekundärwand



c) aus der äußeren Sekundärwand / Primärwand



2. Befallmuster in der Zellwand der Gefäße



3. Befallmuster in der Zellwand der Holzparenchymzellen

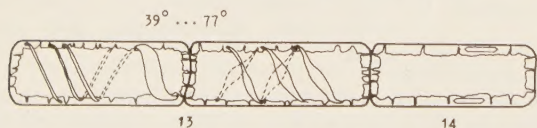


Abb. 7. Von Moderfäulepilzen erzeugte Befallmuster in den Zellwänden von Tracheiden, Holzfasern, Gefäßen und Holzparenchymzellen.

unterscheiden sich in ihrer Gestalt und im Anstiegswinkel. Ungleichmäßig gestaltete Muster mit unregelmäßig ausgebildeten Formen wurden nicht beobachtet.

Geometrische Figuren:

Formengruppe 4: Sehr schmale, mehr oder weniger lange, zylindrische Hohlräume mit oder ohne kegelförmigen Abschluß endend. Sie können als Ausgangsformen der Kavernen angesehen werden und weisen verschiedene Anstiegswinkel auf: faserparallel und oft in unmittelbarer Nähe der Tertiärwand (wobei sie sich tangential, ohne bestimmte Begrenzung in achsialer Richtung, ausbreiten können, so daß die Tertiärwand isoliert wird FG 4 b), ferner als Z-Schraube in sehr flachen Winkeln zwischen $3^\circ \dots 14^\circ$, in flachen Winkeln zwischen $15^\circ \dots 32^\circ$ und seltener in steilen Winkeln zwischen $40^\circ \dots 56^\circ$. Letztere kommen bevorzugt in Buchenfasern vor.

Formengruppe 5: Kurze und lange, schmale und breite, zylindrische Kavernen mit kegelförmigen Endungen. Sie sind einzeln zu beobachten oder haben an einem oder an beiden Enden dünne Hyphenkanäle als Fortsetzung. Zur Zellenlängsachse können sie in denselben Anstiegswinkeln wie die der Formengruppe 4 orientiert sein.

Formengruppe 6: Längere und kürzere zylindrische Kavernen mit kegelförmigen Enden, meist zu mehreren hintereinander perlschnurartig aufgereiht (cylindrical cavities^o). Sie sind oft parallel aber auch in einem flachen Anstiegswinkel als Z-Schraube zur Zellenlängsachse orientiert. Seltener treten zusammengesetzte Modifikationen auf FG 6 c).

Formengruppe 7: Kurze rautenförmige oder rhomboide Kavernen perlschnurartig hintereinander angeordnet (biconical cavities) auch mit Formengruppe 6 wechselnd. Meist parallel oder fast parallel zur Längsachse der Zelle verlaufend.

Formengruppe 8: Einzeln auftretende zylindrische Kavernen, die an beiden Enden, z. T. mehrmals, konisch kurz abgesetzt in schmalere Zylinder übergehen und spindelförmig auslaufen. Sie sind fast parallel oder mit flachem Anstiegswinkel als Z-Schraube zur Zellenlängsachse orientiert.

c) Von der äußeren Sekundärwand / Primärwand ausgehend wird die S_2 in geometrischen oder unregelmäßig ausgebildeten Formen abgebaut; die Kavernen können in steilen Winkeln ausschließlich in der S_1 verlaufen.

Geometrische Figuren:

Formengruppe 9: Längere, einseitig trapezförmige Muster in den äußeren Zellwandschichten in Längsrichtung zur Zellenachse orientiert (FG 9 a); dreieckige Ausnehmungen sind seltener (FG 9 b).

Unregelmäßig ausgebildete Formen:

Formengruppe 10: Ungleichmäßige Zellwandeinbuchtungen, glattrandig, schwach gebuchtet oder gezähnt, von der äußeren Zellwandbegrenzung her ausgehend, teilweise in Verbindung mit Zellwanddurchwachsungen.

^o nach Bailey und Vestal 1937

Formengruppe 11: Lange schlauchförmige Muster, die sich auch gabeln, in den äußeren Zellwandschichten verlaufend. Sie sind in sehr steilen Winkeln $>60^\circ$ als Z- oder S-Schraube oder mehr oder weniger rechtwinklig zur Zellenlängsachse orientiert.

Die Gefäßwände weisen nur eine Formengruppe auf.

Formengruppe 12: Längere und kürzere, meist schmale aber auch breite Kavernen folgen als Z-Schraube z. T. in welligem Verlauf mit einem Anstiegswinkel zwischen $36^\circ \dots 60^\circ$ den Mikrofibrillen oder umgeben kreisförmig die Tüpfel. Ihr Rand ist glatt oder schwach gekerbt. Sie können von ihrer Richtung mit einem kurzen Knick abweichen, um nach erneuter Abbiegung in die alte Richtung zurückzukehren. Einschnürungen unterteilen oft die Befallmuster oder leiten zu einem dünnen Hyphenkanal über, der den Abschluß bilden kann. Die Kavernen enden ungleichmäßig rund oder undeutlich kegelförmig (Abb. 6).

In den Holzparenchymzellen treten nur zwei Formengruppen auf.

Formengruppe 13: Schmale, schlauchförmige Kavernen, die mit zunehmendem Alter breiter werden, sind als Z-Schraube zur Zellenlängsachse in Winkeln zwischen $39^\circ \dots 77^\circ$ orientiert; sie treten häufig auf.

Formengruppe 14: Parallel zur Zellenlängsachse verlaufende zylindrische Formen mit kegelförmigen Endungen; sie sind selten zu beobachten.

5. Die Breite und die Länge der Kavernen

An mazerierten Tracheiden aus mäßig angegriffenen Proben wurden Länge und Breite von durchschnittlich 50 Kavernen in jeweils verschieden dicken Zellwänden gemessen. Um sämtliche Stadien zu erfassen, wurden die Maße an mindestens drei, im allgemeinen aber an vier bis acht hintereinander aufgereihten Kavernen, aus einer fortwachsenden Hyphe gebildet, ermittelt. Die Häufigkeit der Meßwerte wurde auf die Länge und die Breite der Tracheiden aufgetragen und graphisch dargestellt.

Wie bereits erwähnt, bildet mit fortschreitendem Wachstum die Pilzhyphe als erstes sichtbares Befallstadium schmale Hohlräume aus. Die Tatsache, daß dieser erste Hyphenkanal in der Regel gleich breit ist, deutet darauf hin, daß die zellwandlösenden Enzyme anfangs vorwiegend von der Hyphenspitze ausgeschieden werden. Die Orientierung der Hohlräume entspricht oft dem Verlauf der Mikrofibrillen; da im polarisierten Licht der Auslöschungswinkel der Zellulose mit dem Richtungsverlauf der Kavernen bei günstigen Objekten übereinstimmt. Mit zunehmendem Alter verbreitern sich die Hohlräume. Hieraus ist abzuleiten, daß die zellwandlösenden Enzyme auch lateral ausgeschieden werden. Gleichzeitig mit diesem seitlichen Breiterwerden der Kavernen entstehen in bestimmten Abständen kegelförmige Endungen. Die Öffnungswinkel derselben liegen bei Kiefer, Lärche, Fichte und Eiche annähernd im gleichen Größenbereich, während sie bei Buche etwa um 20° im Mittel größer sind (Tabelle 1). Die kegelförmigen Endungen bilden den Übergang zu den mit den Kavernen in Längsrichtung alternierenden, schmal geblienen Hyphenkanälen, die als „Einschnürungen“ auffallen. Durch sie wird die Länge der Kavernen begrenzt. Wie die schematisierten Befallmuster in Abb. 8a zeigen, geht die Erweiterung einer Kaverne nicht immer gleichmäßig über ihre gesamte Länge vonstatten. Sie beginnt am „älteren“ Ende — das ist die der Wachstumsrichtung abgekehrte Seite — und setzt sich zum „jüngeren“ hin fort. Hier-

Tabelle 1. Öffnungswinkel der kegelförmigen Kavernenendungen

Holzart	Messungen	Öffnungswinkel (in Grad)		
		Min.	Mittel	Max.
<i>Fagus sylvatica</i> L.	8	59 ...	$71,6 \pm 9,4$	82
<i>Quercus robur</i> L.	17	39 ...	$47,9 \pm 7,5$	64
<i>Pinus silvestris</i> L.	10	45 ...	$51,2 \pm 4,0$	58
<i>Larix decidua</i> Mill.	15	40 ...	$54,2 \pm 7,9$	67
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	11	39 ...	$47,3 \pm 6,0$	59

durch können unregelmäßige und konisch sich verjüngende Figuren entstehen. Die schmalere Kavernenhälfte zeigt also stets in Richtung des Wachstumsfortschritts, wobei es gleichgültig ist, ob die Hyphenspitze zum oberen oder unteren Tracheidenende hinwächst. Diese nicht parallelen Kavernen-Längsseiten wurden sehr selten beobachtet. Hieraus ist zu schließen, daß ihre unregelmäßige Erweiterung entweder in sehr kurzer Zeit vonstatten geht oder daß es sich bei unserer Beobachtung um eine Ausnahme handelt. In der Regel sind die Durchmesser der Kavernen auf der gesamten Länge gleichmäßig breit.

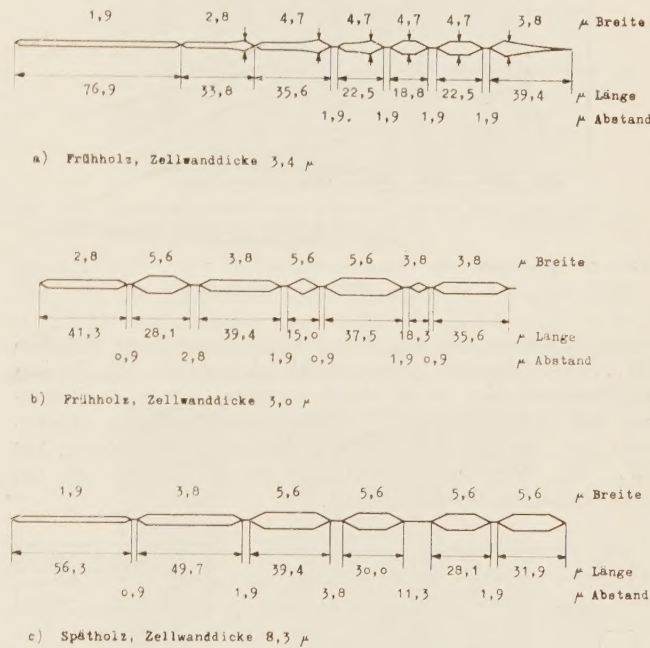


Abb. 8. Kavernenreihen aus der Sekundärwand von Früh- und Spätholztracheiden eines Kiefernastes.

Gewöhnlich sind die in einer Reihe folgenden Hohlräume etwas dicker als der jeweils vorhergehend jüngere, doch kommen nicht selten Ausnahmen vor. Ferner können längere zylindrische Formen mit kegelförmigen Enden und kurze rautenförmige und rhomboide Formen alternieren oder unregelmäßig wechseln. Es ist aber auch möglich, daß nur zylindrische oder ausschließlich biconische Formen perschnurartig aufgereiht vorkommen. Eine bestimmte Folge wurde nicht beobachtet (Abb. 8 b und c).

In den Tracheidenwänden eines Kiefernastes und in verschiedenen Holzarten aus Kühltürmen variiert die Breite der Kavernen zwischen $0,6 \dots 13 \mu$. Im Kiefernspätholz des Mastes, mit einer mittleren Wanddicke von $8,3 \mu$, beträgt die durchschnittliche Breite der Kavernen $5,9 \mu$. Ihre größte Häufigkeit (57%) liegt zwischen $4,5 \dots 6,0 \mu$. In den Frühholzzellen des Mastes, mit einer mittleren Wanddicke von $3,0 \mu$, beträgt die

durchschnittliche Breite $4,2\mu$. Die größte Häufigkeit der Kavernenbreite (41%) wurde zwischen $3,0 \dots 4,5\mu$ ermittelt (Abb. 9).

Die Variationsbreite der Kavernenlänge liegt bei den Proben des Kiefernastes zwischen $5 \dots 55\mu$. Daneben sind an Tracheiden verschiedener Holzarten (Kühlturmproben) Längen bis zu 140μ festgestellt worden. Im Durchschnitt beträgt die Länge in den Spätholztracheiden der Kiefer $25,8\mu$. Einem

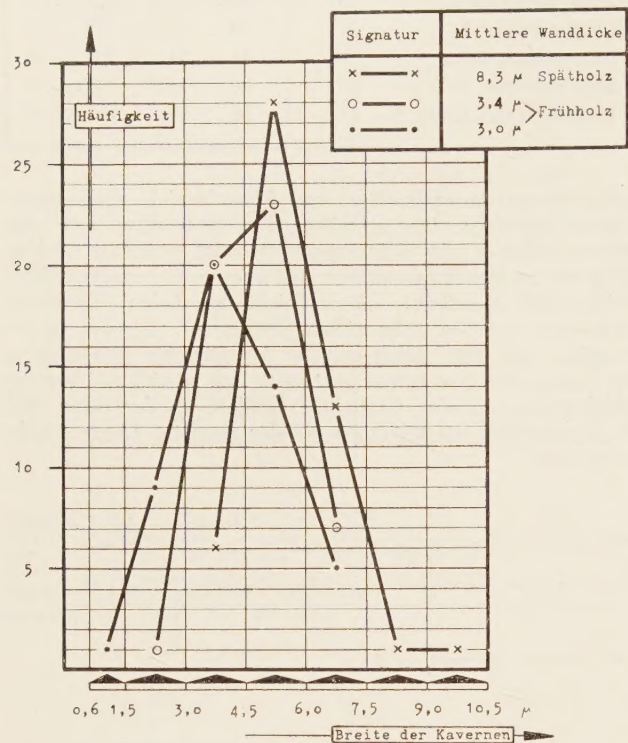


Abb. 9. Häufigkeit der Kavernen-Breiten in Früh- und Spätholztracheiden eines Kiefernastes.

steilen Kurvenanstieg mit dem Häufigkeitsmaximum zwischen $20 \dots 25\mu$ folgt ein langsames Absinken (Abb. 10). In den Frühholztracheiden ist die durchschnittliche Länge der Kavernen mit $36,4\mu$ etwa um 11μ größer. Die graphische Darstellung gibt hier einen allmählichen, flachen Anstieg wieder. Bei $35 \dots 40\mu$ liegt die größte Häufigkeit der Längen, der ein steiles Absinken der Kurve folgt.

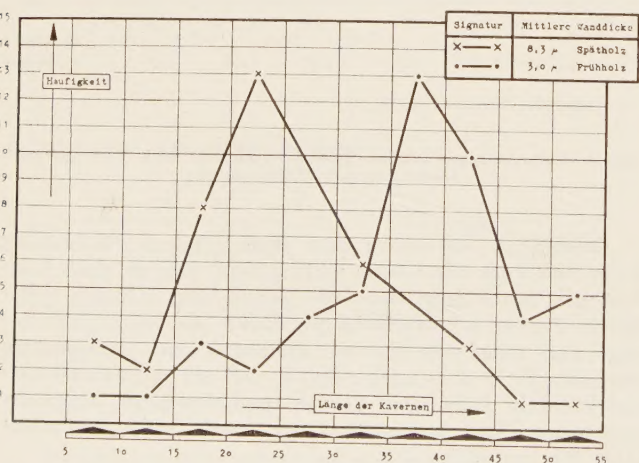


Abb. 10. Häufigkeit der Kavernen-Längen in Früh- und Spätholztracheiden eines Kiefernastes.

Die in unregelmäßigen Abständen auftretenden „Einschnürungen“ haben die Breite des Hyphenkanals von $< 0,5\mu$, der die hintereinander folgenden Kavernen von Spitze zu Spitze verbindet. Diese engen Teilstücke weisen unterschiedliche

Längen zwischen $0,5 \dots 4,0\mu$ auf. Größere Längen bis etwa 9μ sind seltener.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Unterschiede der Kavernenbreiten vorwiegend auf die hintereinander aufgereihten Jugend- und Altersstadien, das heißt, auf die verschiedenen lange Zeitdauer der Enzymausscheidungen der Hyphenzellen zurückzuführen sind. Die Mehrzahl der Kavernen wird im Spätholz breiter als im Frühholz. Das Häufigkeitsmaximum der Breite liegt im Spätholz unter der mittleren Wanddicke und im Frühholz darüber. Es ergibt sich daraus, daß die Kavernen breiter werden können als die Zellwand dick ist. Die Kavernen-Längen sind im Bereich ihrer größten Häufigkeit im Spätholz um 43% kürzer als im Frühholz. Die gefundenen Glockenkurven sind asymmetrisch.

6. Die Abhängigkeit der Kavernenbreite von der Zellwanddicke bei verschiedenen Holzarten

Die vorstehenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Kavernen verschieden groß sind und daß dabei Unterschiede zwischen Spät- und Frühholz auftreten. Hieraus ergibt sich die Frage, inwieweit die Dicke der Zellwand von Einfluß auf die Kavernen-Breite ist und wie sich in dieser Hinsicht die verschiedenen Holzarten verhalten.

Von den in Kühltürmen ausgelegten Brettchen der Holzarten Buche, Eiche, Kiefer, Lärche, Fichte, Tanne und Douglasie wurden randnahe Proben entnommen. Aus diesem Material fertigten wir durch jeweils einen Jahring tangentielle Seriensenitte, die ihrerseits etwa zwei bis drei Zellreihen umfaßten. Um die Zellwanddicken für die einzelnen Schnitte zu ermitteln, wurden von den Himflächen derselben schmale Streifen abgetrennt. Pro Querschnitt wurden 50 Zellwanddicken gemessen und das arithmetische Mittel errechnet. Nach der separaten

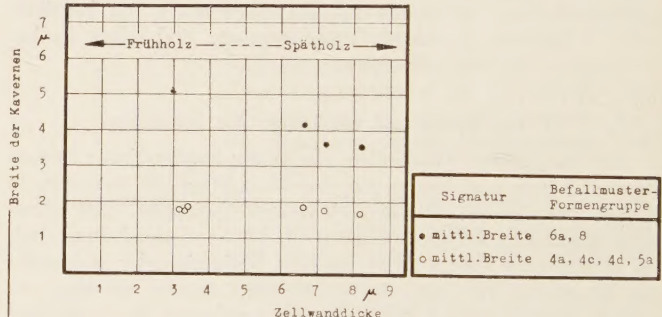


Abb. 11. Breite der Kavernen bezogen auf die Zellwanddicke der Kiefern-Tracheiden.

Mazeration der Schnitte in einem Gemisch Perhydrol-Eisessig (1 : 1) wurden je Zellwanddicke $20 \dots 40$ Kavernen-Breiten an Fasern und Tracheiden gemessen. Wir beschränkten uns dabei auf die beiden am häufigsten vorkommenden Befallmuster-Kategorien: schmale, lange, schlauchförmige Kavernen (Formengruppen ** 4a, 4c, 4d, 4e, 5a, 5b) und etwas breitere und kürzere Kavernen (FG 6a, 7, 8). Bei den Laubböhlzern unterscheiden sich die Zellwanddicken so wenig, daß eine Abhängigkeit der Kavernenbreiten von diesen nicht festgestellt werden konnte. Bei den Nadelhölzern sind demgegenüber Unterschiede vorhanden. Im folgenden soll die Beziehung Kavernenbreite-Zellwanddicke am Beispiel der Kiefer dargestellt werden.

In den Proben sind die Kavernen der schmalen Befallmuster-Kategorie (FG 4a, 4c, 4d, 5a) in den dünn- und dickwandigen Tracheiden des Früh- und Spätholzes im Mittel annähernd gleich breit (Abb. 11). Die maximale Kavernenbreite kann im Frühholz die Dicke der Zellwand erreichen und überschreiten.

Die breitere Kategorie der Befallmuster (FG 6a, 8) wurde nur im Spätholz beobachtet. Deren Mittelwerte sind merklich größer als die der schmalen schlauchförmigen Kavernen; doch werden diese nicht breiter als die Zellwand. Demnach besteht

^{**} künftig abgekürzt FG

innerhalb beider Befallmuster-Kategorien keine Beziehung zwischen der Kavernenbreite und der Zellwanddicke. Betrachten wir jedoch die Werte sämtlicher Kavernen zusammen, so vergrößern sie sich mit zunehmender Zellwanddicke.

Zusammenfassend kann für die Nadelhölzer folgendes ausgesagt werden:

Die schmalen schlauchförmigen Befallmuster (FG 4 a, 4 c, 4 d, 4 e, 5 a, 5 b) treten bevorzugt im Frühholz auf und die breitere Befallmuster-Kategorie (FG 6 a, 8) ist vorwiegend im Spätholz zu finden. Daraus ergibt sich, wenn man sämtliche auftretende Befallmuster zusammen betrachtet, eine positive Korrelation zwischen Kavernenbreite und Zellwanddicke. Innerhalb jeder Befallmuster-Kategorie weisen die Kavernen-Durchmesser jedoch keine eindeutige Abhängigkeit von der Zellwanddicke auf, mit Ausnahme der bei Lärche und Fichte. Bei ersterer ist mit zunehmender Zellwanddicke eine Tendenz im Breiterwerden der schmäleren und bei Fichte der breiteren Kavernen festzustellen.

Die Mittelwerte sämtlicher Kavernenbreiten sind im allgemeinen schmaler als die Zellwanddicke; selten sind sie größer als diese, wie z. B. im Frühholz von Lärche und Douglasie. Die Maximalwerte der Kavernenbreiten überschreiten häufiger die Zellwanddicke, wobei sie den 2,5-fachen Wert letzterer erreichen können.

7. Ähnlichkeiten und Unterschiede der von einem Pilzgemisch an verschiedenen Holzarten verursachten Befallmuster

Es erhebt sich nun die Frage, ob sich die Befallmuster zwischen den einzelnen Holzarten unterscheiden und ob eventuell typische Differentialmerkmale ausgeschieden werden können.

Hierzu wurden Querschnitte und mazerierte Zellen von zwei Laub- und fünf Nadelhölzern mikroskopisch untersucht, die in der Rieselanlage von Kühltürmen von *Ascomyceten* und anderen Mikroorganismen angegriffen worden waren. Es wurden nur die Abbauphänomene von Moderfäulepilzen berücksichtigt. Aus Platzmangel muß auf die Darstellung der einzelnen Holzarten hier verzichtet werden*.

Die Mehrzahl der innerhalb der Sekundärwand zu beobachtenden Befallmuster sind sowohl im Laubholz wie im Nadelholz zu finden. Sie sind einander oft in Form und Gestalt mehr oder weniger ähnlich. Dies gilt für die Formengruppen 4, 5, 6 und 7 in den Tracheiden und Fasern, für die Formengruppe 13 in den Holzparenchymzellen und im allgemeinen auch für die Zellwanddurchbohrungen.

Laub- und Nadelholz unterscheiden sich im Abbau von Tracheiden und Fasern vor allem im Anfangsstadium der Zerstörung. So werden die Fasern bei den untersuchten Laubhölzern vom beginnenden Befall an aus den mittleren Zellwand-schichten und vom Lumen her (Tertiärwand) gleichzeitig angegriffen, während beim Nadelholz zunächst nur die mittleren Wandschichten der Tracheiden Abbaumuster aufweisen. Die Tertiärwand wird hier vorerst geschont, um in einem späteren Abbaustadium zunächst partiell und dann gänzlich zerstört zu werden. Hieraus ist zu schließen, daß die Tertiärwand der Nadelhölzer eine größere Resistenz gegenüber dem enzymatischen Angriff der Pilze besitzt, als diejenige der untersuchten Laubhölzer.

Weitere Unterschiede ergeben sich aus der Form einiger Befallmuster, ihrem Vorhandensein oder Fehlen, der Häufigkeit der Formengruppen und ihren Anstiegswinkeln zur Längsachse der Zellen.

Ein charakteristisches Befallmuster des Nadelholzes, das nie im Laubholz zu finden war, ist die Formengruppe 8. Es sind zylindrische Kavernen, die sich an beiden Enden mitunter mehrmals durch einen kurzen, konischen Übergang in schmalere Kavernen verlängern und spindelförmig auslaufen

(Abb. 12). Desgleichen fehlte im Laubholz die im Nadelholz anzutreffende Formengruppe 11, deren Kavernen in einem steilen Anstiegswinkel oder rechtwinklig zur Zellenlängsachse in der äußeren Zellwandschicht (Primärwand/S₁) verlaufen

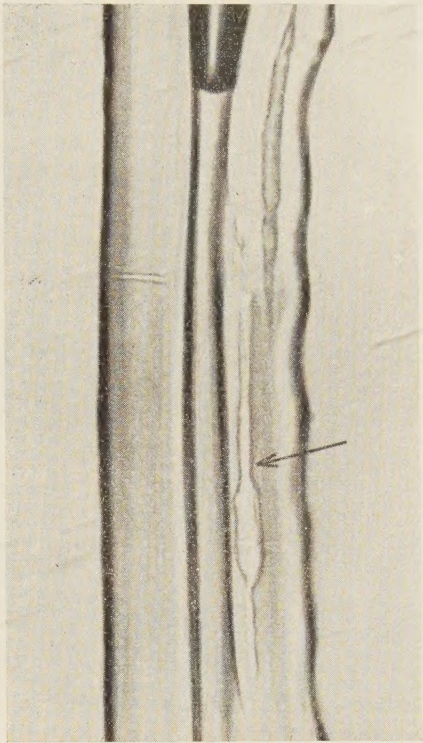
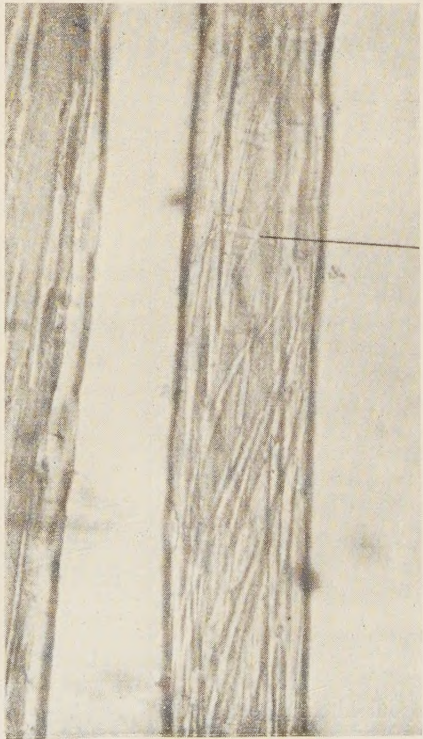


Abb. 12. Zylindrische Kavernen mit abgestuften Verlängerungen der Formengruppe 8. Nur in Nadelholztracheiden zu beobachten. Vergrößerung etwa 640-fach.

(Abb. 13). Die Befallmuster der Formengruppen 1 und 3 (Abb. 14 und 15) sind dagegen ausschließlich beim Laubholz zu beobachten. Diese Muster sind das Ergebnis eines Zellwandangriffes vom Lumen her und fehlen im Nadelholz.



Formen-
gruppe 11

Abb. 13. Fichtentracheiden mit Kavernen der Formengruppen 4 a, c, d, 8 und 11. Vergrößerung etwa 480-fach.

* Näheres siehe (6)

Die Häufigkeit der Befallmuster-Formengruppen variiert sowohl innerhalb der einzelnen Holzarten als auch zwischen denselben, wie aus der Tab. 2 hervorgeht. Danach dominieren

bei Laub- und Nadelhölzern in den Sekundärwänden der Zellen lange, schmale Kavernen der Formengruppen 4 und 5.

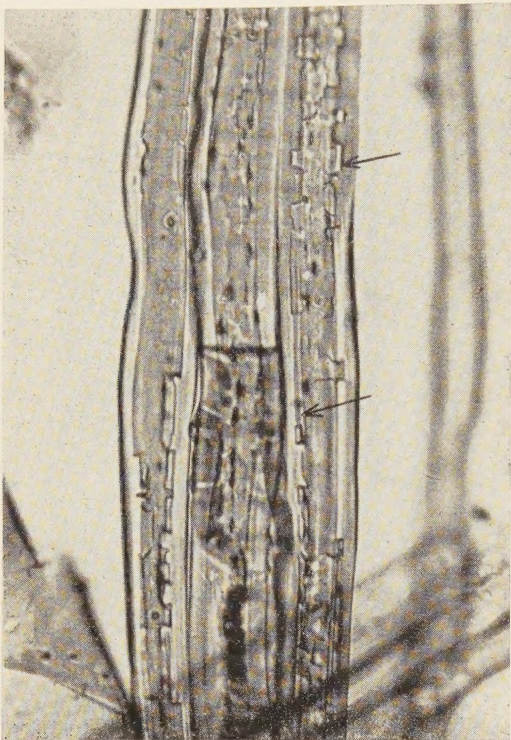


Abb. 14. Vom Zellumen her angegriffene Buchenfasern. Formengruppe 1 und 4 a. Vergrößerung etwa 400-fach.

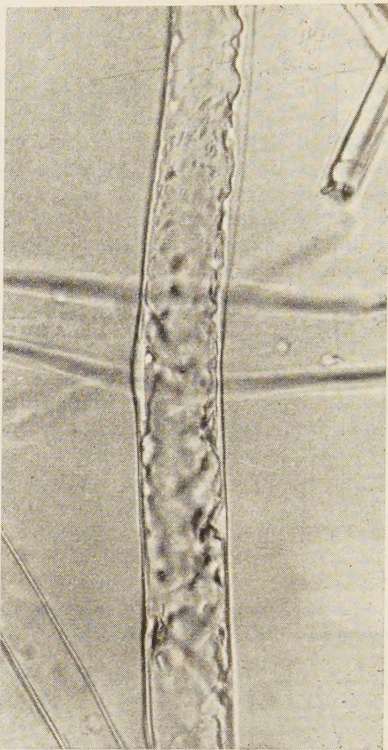


Abb. 15. Unregelmäßiger Zellwandabbau einer Eichenfaser vom Lumen her. Formengruppe 3. Vergrößerung etwa 600-fach.

Tabelle 2. Häufigkeit der von Moderfäulepilzen erzeugten Befallmuster in verschiedenen Holzarten

Zellentyp	Beginn des Abbaus	Formen- gruppe	H ä u f i g k e i t						
			Buche	Eiche	Kiefer	Lärche	Fichte	Tanne	Douglasie
Tracheiden bzw. Fasern	vom Zellumen her	1	+		—	—	—	—	—
		2	(+)						
		3		++	—	—	—	—	—
	innerhalb der Sekundär- wand	4 a		+	+++	++	++		
		4 b	+		—	—	—	—	—
		4 c		++	+++	+++	++	+++	++/+++
		4 d	++		++		+++	+++	++/+++
		4 e	+/+++		+	+		++	
		5 a	++	++	++	+++	++		++/+++
		5 b	+/+++						
		5 c	++						
		6	+	+	+	+	+	(+)	
		7	+	+			(+)		
		8	—	—	+	+/+++	++	+	+
	von der S ₁ bzw. Primär- wand her	9	+						
		10		+					
		11	—	—	+/+++	+/+++	+	+	
Gefäße		12	+/+++	+	—	—	—	—	—
Holzparenchymzellen		13	+/+++	+/+++	+				
		14	(+)						
Zellwanddurchbohrungen			+/+++	+/+++	+/+++	+	++	+	+

+++ häufig ++ mäßig häufig + selten (+) sehr selten — nicht vorhanden

Die zwischen den einzelnen Holzarten auftretenden Unterschiede werden auch bemerkbar, wenn wir die Anstiegswinkel der Befallmuster betrachten (Tab. 3). Bei der Eiche fallen vornehmlich flach ansteigende Befallmuster in den Sekundärwänden auf, deren Winkel 10° nicht überschreiten. Ingegnen und bei der Buche Anstiegswinkel bis zu etwa 50° zu ermitteln. Beide Holzarten unterscheiden sich ferner in den Formen- gruppen 1 und 3. Erstere wurden nur in den Fasern der Buche und letztere nur in denen der Eiche beobachtet. Demgegen- über konnten zwischen den Nadelholzarten lediglich gering- fügige Unterschiede bezüglich der Anstiegswinkel und im Feh- ren einiger Muster festgestellt werden. Die am häufigsten auf- tretenden Befallmuster liegen hier bevorzugt zwischen 3° ... 0°.

Die mikroskopische Auswertung ergab, daß in vitro von den einzelnen Pilzen insgesamt dieselben Befallmuster erzeugt werden, wie sie auch am Kühlturmholz und an anderen industriellen Bauten von einem Pilzgemisch verursacht werden. Ein Vergleich der Befallserscheinungen verschiedener Mo- derfäule-Pilzstämmen ergibt, daß gewisse Pilze innerhalb einer Holzart in einigen Merkmalen im wesentlichen übereinstim- men. Sie gehören dann meist einer bestimmten Gruppe an. (Nä- heres siehe 6 a). Diese Pilzarten bzw. -gattungen können unter den gegebenen Versuchsbedingungen ähnliche Muster in den Zell- wänden erzeugen. Auch die räumliche Verteilung der Abbau- merkmale in den Proben und die makroskopisch sichtbaren Zer- störungserscheinungen können Ähnlichkeiten aufweisen. Von den Symptomen, die einen unterschiedlichen Abbau anzeigen, ist

Tabelle 3. Anstiegswinkel der Befallmuster zur Zellenlängsachse bei verschiedenen Holzarten

Zellen- typ	Beginn des Abbaus	Formen- gruppe	Anstiegswinkel der Befallmuster bei						
			Buche	Eiche	Kiefer	Lärche	Fichte	Tanne	Douglasie
Tracheiden bzw. Fasern	vom Zellumen her	1	0°	—	—	—	—	—	—
		2							
		3		0°	—	—	—	—	—
	innerhalb der Sekundärwand	4 a	0°	0°	0°	0°	0°		
		4 b	0°		—	—	—	—	—
		4 c		3° ... 10°	3° ... 12°	4° ... 13°	3° ... 10°	3° ... 16°	4° ... 9°
		4 d	14° ... 30°		13° ... 27°		14° ... 25°	23° ... 32°	11° ... 29°
		4 e	42° ... 51°		40° ... 52°	... 45°		42° ... 56°	
		5 a	14° ... 30°	3° ... 10°	13° ... 27°	4° ... 13°	3° ... 25°		11° ... 29°
		5 b	42° ... 51°						
		5 c	14° ... 51°						
		6	0°	0° ... 5°	0° ... 5°	0° ... 5°	0°		
		7	0°	0° ... 5°			(0°)		
		8	—	—	0° ... 5°	0°	0° ... 10° (20°)	7° ... 16°	8° ... 14°
	von der S ₁ bzw. Primärwand her	9	0°						
		10		0°					
		11	—	—	65° ... 90°	60° ... 76° S	76° ... 81°	90°	
Gefäße		12	40° ... 60°	36° ... 47°					
Holzparenchymzellen		13	47° ... 77°	39° ... 70°	46° ... 70°				
		14	0°						

S = als S-Schraube orientiert, sonst als Z-Schraube

8. Ähnlichkeiten und Unterschiede der Befallsymptome einzelner Moderfäulepilze

Nach einem Vergleich der verschiedenen Erscheinungsfor- men der Befallmuster in mehreren Holzarten sind nun auch die einzelnen Pilzarten in dieser Hinsicht näher zu betrachten. Es interessierte hier besonders, ob von bestimmten Pilzen stets ganz bestimmte oder unterschiedliche Befallmuster in den Höl- zern erzeugt werden oder ob noch andere Befallsymptome zu bemerken sind und wie sich diese gegebenenfalls unterscheiden.

Um dies zu prüfen, wurden im Laboratorium Buchen- und Kiefernproben mit Reinkulturen beimpft. Nach 16-wöchiger Befallszeit stellten wir die makro- und mikroskopisch sichtbaren Abbausymptome der aggressiven Pilzstämmen *Chaetomium glo- bosum* (K 12 a), *Ceratocystis* sp. (K 42) und K 55 sowie die- jenigen der weniger aggressiven Stämme *Alternaria tenuis* (K 53), *Trichoderma viride* (ET 4) und E 8° fest. Hierzu wur- den aus den Serien zu je 3 Parallelproben jeweils die Hölzer mit dem größten Gewichtsverlust ausgewählt und Querschnitte angefertigt. Ferner lösten wir von den Randflächen dieser Proben kleine Späne ab und mazerierten sie in einem Gemisch Perhydrol-Eisessig (1 : 1).

der Gewichtsverlust wohl am wichtigsten. Aber auch die Inten- sität der Myzelentwicklung, die Chlamydosporenbildung, die Art des Überganges von einer weniger zu einer stärker zer- störten Zone im Holz, das Auftreten von Kavemen in Mark- strahlen und makroskopische Merkmale zeigen, daß in den Befallserscheinungen innerhalb einer Holzart zwischen den Pil- zen Unterschiede vorliegen. Wichtig ist, daß für jeden der ge- testeten Pilze eine andere Gruppierung und ein anderes Aus- maß der genannten Befallserscheinungen charakteristisch ist (Tab. 4).

Bei der Untersuchung der von einem Testpilz an ver- schiedenen Holzarten erzeugten Befallsymptome wurden die von einem Pilzgemisch verursachten Erscheinungen bestätigt gefunden, so daß auf ihre Wiedergabe verzichtet werden kann.

Zusammenfassend kann über die Befunde gesagt werden, daß die Ausbildung der Kavemen im wesentlichen von den mikromorphologischen und mikrochemischen Eigenschaften der Zellwand beeinflußt wird. Erst in zweiter Linie können auf- tretende Unterschiede auf Arteigentümlichkeiten der Testpilze zurückgeführt werden.

Tabelle 4. Unterschiede und Ähnlichkeiten der Abbausymptome einiger Moderfäulepilze an Buchenholz (Querschnitt) nach 16wöchiger Befallszeit

P i l z a r t Stamm Name	Gewichts- verlust %	Mikroskopische Merkmale					Makroskopische Merkmale	Bemerkungen
		Fasern	Markstrahl- parenchym- zellen	Hyphen	Übergang von weniger zu stark zerstörter Zone	stark zerstörte Zone		
K 12 a <i>Chaetomium globosum</i>	39,5	typ. Moderfäule- löcher	häufig Kavernen	mäßige Myzel- ausbildung	fast gradlinig, parallel zur Auf- lagefläche	Mittellamelle wird geschont	untere Probenhälfte starke Holz- schrumpfung	
K 42 <i>Ceratocystis</i> sp.	32,1	typ. Moderfäule- löcher nehmen zur Auflagefläche hin zu	mäßig Kavernen	starke Myzel- entwicklung in zerstörter Zone mit viel Chlamydo- sporen	fast gradlinig, parallel zur Auf- lagefläche	Mittellamelle wird geschont	untere Probenhälfte starke Holz- schrumpfung	
K 55	19,5	typ. Moderfäule- löcher	häufig Kavernen	starke Myzel- entwicklung in zerstörter Zone, nesterweise	ungleichmäßig, nesterweise	Mittellamelle wird geschont	dunkel-schwarze Verfärbung an stärker angegrif- fenen Teilen, leichte Schrump- fung	Abbau auch vom Zellumen her
K 53 <i>Alternaria tenulis</i>	5,0	keine Moderfäule- löcher, S ₂ und S ₃ partiell abgeban. (Mazer, Fasern nur Muster 2 und 3)	keine Kavernen	nur in wenigen Gefäßlumina und dort gehäuft	fehlt	fehlt	keine bemerkbaren Veränderungen	Muster sind nur parallel zur Zell- achse orientiert, keine Winkel zu diesen. Zellwand- durchwachungen fallen auf
ET 4 <i>Trichoderma viride</i>	3,7	Moderfäulelöcher in S ₂ in Lumen- nähe, wobei S ₃ zerstört wird	keine Kavernen	selten Hyphen	fehlt	fehlt	keine bemerkbaren Veränderungen	Muster bilden keinen Winkel zur Zellachse
E 8	2,0	äußerst wenig Moderfäulelöcher	keine Kavernen	wenig Hyphen	fehlt	fehlt	keine bemerkbaren Veränderungen	

9. Diskussion der Ergebnisse

Bei unseren Untersuchungen über den Ablauf eines Moderfäule-Pilzangriffs konnten wir vier hintereinander folgende Befallstadien feststellen. Die Pilzhypphen wachsen anfangs im Lumen, durchbohren die Zellwand, verzweigen sich innerhalb der Sekundärwand und erzeugen dortselbst im Initialstadium schmale Befallsmuster. Im fortgeschrittenen Stadium fließen benachbarte Kavernen ineinander, und im späten Stadium wird im Nadelholz die Tertiärwand abgebaut. Im letzten Stadium, der Zerstörungszone, ist die Zellulose weitgehend herausgelöst und die zurückgebliebene, ligninhaltige Mittellamelle teilweise angegriffen. Beim Laubholz ist das fortgeschrittene vom späten Stadium nicht zu unterscheiden, weil hier die Tertiärwand häufig mit der Sekundärwand gleichzeitig abgebaut wird.

Während anfangs wahrscheinlich nur die Hyphenspitze Enzyme ausscheidet, werden diese später – wie auch von BAILEY und VESTAL vermutet – ebenfalls lateral abgesondert. Hierauf deuten die zunehmend größeren Durchmesser der „älteren“ Kavernenstadien hin. Die Verbreiterung der Hohlräume erfolgt nicht ununterbrochen über die gesamte Hyphenlänge, sondern nur in bestimmten, unterschiedlichen Längsbereichen. Die beobachteten Kavernenlängen liegen zwischen $50 \dots 140 \mu$. Dazwischen werden die Kavernen alternierend von „Einschnürungen“ abgelöst, die $0,5 \dots 4,0 \mu$ (seltener bis $20,0 \mu$) lang werden können und die Breite des ursprünglichen Hyphenkanals von $< 0,5 \mu$ behalten. Die Ursache für diese Anordnung der Kavernen ist noch ungeklärt. Ziehen wir die angeordneten Hypphen für eine Deutung heran, sie kämen wohl von erster Linie dafür in Betracht, so könnte man stoffwechselphysiologische Ursachen annehmen: es wäre gut denkbar, daß nur die innerhalb der Kavernen liegenden Zellen Enzyme ausscheiden, während es die in den „Einschnürungen“ befindlichen nicht tun. Da im Frühholz häufiger größere Längs- und schmalere Formen als im Spätholz erzeugt werden, können chemische Zellwandunterschiede auch mit hereinspielen, denn in einer Spätholzzelle ist mengenmäßig mehr Zellulose festgelegt als in einer Frühholzzelle.

Die Befallsmuster weisen eine größere Mannigfaltigkeit auf als bislang angenommen wurde. Die auftretenden Formen werden mehr von den anatomischen und topochemischen Verschiedenheiten der Zellwandschichten und weniger von den Arten-eigentümlichkeiten der Pilze beeinflusst, worüber im einzelnen noch zu sprechen ist. Für Laub- und Nadelholz ordneten wir die in sämtlichen Zelltypen zu beobachtenden Befallsmuster in 14 Formengruppen ein. In Tracheiden und Fasern sind drei Formengruppen zu unterscheiden, die in der Tertiärwandnähe auftreten und diese zerstören; fünf Formengruppen sind in der mittleren Sekundärwand und drei in der Primärwand/S₁ zu beobachten. In den dünneren Zellwänden der Markstrahlen und des Strangparenchyms kommen zwei Formengruppen vor, während die Zellwände der Gefäße nur eine aufweisen. Die von BAILEY und VESTAL (3) lediglich an Tracheiden und Fasern beschriebenen Muster fügen sich in unsere Ergebnisse gut ein. Jedoch konnten wir keine bikonischen Kavernen finden, die die Tüpfelöffnungen erweitern. Andererseits wurden von BAILEY und VESTAL unregelmäßig ausgebildete Formen nicht beschrieben.

Durch fortgesetzte Enzymausscheidungen werden die Kavernen breiter, wobei ihre Enden meist kegelförmig abschließen. Ob diese nun kegelförmig rund, oval oder prismatisch zur „Einschnürung“ überleiten, konnte nicht entschieden werden. Auf dem Querschnitt sind zwar die Formen der Löcher in den Sekundärwänden gut zu erkennen, doch es war nicht festzustellen, ob sie dem mittleren Teil einer Kaverne oder der Kegelspitze angehören. Um an Längsschnitten oder an mazerierten Zellen diese Frage zu lösen, reicht das Auflösungsvermögen der Lichtmikroskope nicht aus. Der Öffnungswinkel der kegelförmigen Enden beträgt in den von uns untersuchten Nadelhölzern und im Eichenholz im Mittel $47^\circ \dots 54^\circ$ und im Buchenholz im Mittel $71,6^\circ$. Es liegen also zwei getrennte Winkelbereiche vor. Sie stimmen gut mit den Hydrolyseebenen

des Kettengittersystems der Zellulose überein, deren halbe Öffnungswinkel nach FREY-WYSSLING (11, 12) $22^\circ 55'$ bzw. $35^\circ 9'$ betragen. Die von uns gemessenen Winkel sind im Mittel stets etwas größer als die angeführten der Hydrolyseebenen. Dasselbe ist auch den zahlenmäßigen Ergebnissen von BAILEY und VESTAL (3) zu entnehmen. Diese Erscheinung kann mit FREY-WYSSLING durch eine Quellung der Zellulose erklärt werden, die spätestens mit der Präparation eintritt. Nach ROELOFSEN (28), geht die transversale Wanderung der Enzyme langsamer als die longitudinale vonstatten. Hierbei bilden sich spitzwinkelige Kegel. ROELOFSEN betont, daß bei seltener und sehr häufiger Berührung der Fibrillen keine Kegel entstehen können, wie z. B. in Baumwollfasern. Auch wir konnten an diesem Material bei orientierenden Versuchen keine kegelförmigen Endungen an den Kavernen beobachten. Treffen die genannten Erklärungen für die Entstehung der kegelförmigen Kavernenendungen zu, so dürften diese nicht allein auf die Moderfäulepilze begrenzt sein, da auch holzerstörende *Basidiomyceten* die Zellulose hydrolysieren. Durch elektronenmikroskopische Untersuchungen konnten LIESE und SCHMID (23), tatsächlich nachweisen, daß letztgenannte Pilze ebenfalls rhombenförmige Abbauerscheinungen auf den Zellwänden erzeugen.

Wie bereits erwähnt, werden die Kavernen mit dem Alter der Hypphen, d. h. mit zunehmender Entfernung vom „jüngsten“ Hyphenkanal an, allmählich breiter. Ihre Durchmesser liegen zwischen $0,6 \dots 13 \mu$. Die endgültige Kavernenbreite hängt wahrscheinlich von der Qualität und der Quantität der Ektoenzyme und ihrer Diffusionsfähigkeit, der Lebensdauer der Hypphen und von der chemischen Zusammensetzung der abzubauenen Zellwandschicht des Holzes ab.

Mitunter konnten wir beobachten, daß das Volumen der breiteren Kavernen von den Pilzhypphen nicht mehr ausgefüllt wird und daß sie der Kavernenwand meist nur einseitig anliegen. Eine weitere Kavernenausdehnung wäre in diesem Stadium nur denkbar, wenn die Ektoenzyme in monomolekularer Schicht die inneren Kavernenwände überzögen. Für diese Annahme spricht die i. a. regelmäßige, geometrische Gestalt der Kavernen. Andererseits müßten bei einseitigem Kontakt durch die Lysis unregelmäßige Figuren entstehen, was nach unseren Beobachtungen innerhalb der Zellwand nicht zutrifft. Nehmen wir in einer anderen Version einer Erklärung mit FREY-WYSSLING (12) an, daß für eine Lysis ein enger Kontakt der Hypphen mit der Zellwand notwendig ist, so müßte mit der Vergrößerung der Kavernen auch eine fortgesetzte Erweiterung (Inflation) der Pilzhypphen verbunden sein. Diese Aufblähung ist aber mikroskopisch schwer nachzuweisen, weil durch die angewandte Präparationstechnik die Hypphen abgetötet werden und damit Veränderungen ihrer Durchmesser und Lage wohl kaum vermeidbar sind. Ferner können wir vermuten, daß mit fortschreitendem Alter eine ständige Enzymabsonderung, die nicht in das Holz abgeleitet wird, zur Selbstvergiftung und zur Autolyse der Hypphen führt. Diese Vermutung und unsere Beobachtung, daß bestimmte Zellen in Chlamydosporen umgebildet werden, stimmen mit Angaben von TRIEBE (36) überein, wonach die Hypphen zellophanabbauender Pilze im Boden nach 1...10 Wochen autolysieren, während die Sporen erhalten bleiben.

Die Untersuchungen haben weiterhin ergeben, daß die Sekundärwand bevorzugt angegriffen wird. Erst später folgt im Nadelholz die Tertiärwand – im Laubholz kann sie etwa zur gleichen Zeit abgebaut werden – während die Mittellamelle nur teilweise befallen erscheint und im letzten Abbaustadium als Gerüst zurückbleibt. Zur Erklärung dieser Erscheinung schließen wir uns der Deutung von BAILEY und VESTAL an, wonach die Ursache für diesen selektiven Zellwandangriff in der unterschiedlichen chemischen Zusammensetzung der Wandschichten vor allem in ihrem Ligninanteil und seinen chemischen Bindungskräften zur Zellulose zu suchen sein dürfte. So enthält die Sekundärwand (S₂) den größten Zellulose- und den geringsten Ligninanteil. Ihre Außenschicht (S₁) ist stärker lignifiziert und reich an Polyosen (35). Die angrenzende Primärwand und die Mittellamelle enthalten in ausdif-

ferenzierten Holzzellen den größten Ligninanteil (1, 17, 12). Doch fanden wir auch in der Mittellamelle Löcher, die als Ausgangspunkt eines Angriffs durch Organismen angesehen werden können. Ähnliche Erscheinungen in Holzproben aus Sendetürmen führen KOLLMANN und SCHMIDT (16) auf mechanische Beeinträchtigungen zurück. Die Tertiärwand (S_3) wies im Nadelholz eine große Widerstandsfähigkeit gegenüber einem Pilzangriff auf, im Laubholz aber eine vergleichsweise schwächere. Diese Erscheinung ist vermutlich ebenfalls auf eine stärkere Lignifizierung der S_3 im Nadelholz zurückzuführen. Es könnte auch sein, daß ihr Gehalt an Mannan und Xylan hierauf einen Einfluß hat (27, 21, 30). Demgegenüber sind die Tertiärwandfibrillen in Birkenfasern möglicherweise ligninfrei (26). Außerdem ist die S_3 im Laubholz dünner ausgebildet als im Nadelholz (20). Einer Ausdehnung der Kavernen sind also im Laubholz durch die Resistenz der Mittellamelle und im Nadelholz auch durch die Tertiärwand – zumindest über eine gewisse Zeit hinweg – aus dem genannten Grunde Grenzen gesetzt.

Letztlich übt auch die Zellwanddicke auf die Kavernenbreite einen Einfluß aus: zwischen beiden Argumenten besteht nämlich eine positive Korrelation, d. h. mit zunehmender Zellwanddicke wird die Kavernenbreite größer. Diese Beobachtung trifft für die Befallmuster insgesamt und für die untersuchten Holzarten mit Ausnahme der Douglasie zu. Innerhalb einer schmäleren und innerhalb einer breiteren Befallmuster-Kategorie konnten wir jedoch keine eindeutige Abhängigkeit von der Zellwanddicke feststellen.

Seit den Untersuchungen von BAILEY und VESTAL (3) wissen wir von ausländischen Gewächsen, daß der Anstiegswinkel der Kavernen innerhalb der Zellwand von Tracheiden und Fasern der Orientierung der Mikrofibrillen entspricht. Dies wurde von uns an einigen in Deutschland standortsgemäßen Holzarten für eine aggressive Gruppe von Moderfäulepilzen bestätigt, deren alleinige Urheber sie sind. Alle anderen, weniger aggressiven Moderfäulepilze vermögen nicht mehr mit ihren Hyphen dem Verlauf der Mikrofibrillen zu folgen. Auch hierauf dürften die Enzyme einen wesentlichen Einfluß haben.

Es konnte festgestellt werden, daß sowohl Ähnlichkeiten als auch Unterschiede beim Abbau verschiedener Holzarten durch Moderfäulepilze bestehen. Doch überwiegt das Gemeinsame das Unterscheidende. Die Unterschiede treten innerhalb der Laubholzgruppe mehr und innerhalb der Nadelholzgruppe weniger hervor, sind aber zwischen den beiden Holzartengruppen deutlich ausgeprägt. Sie kommen hier wie dort besonders durch das Auftreten bzw. Fehlen bestimmter Befallmuster-Formengruppen und durch die verschieden großen Anstiegswinkel zum Ausdruck. Damit sind die genannten Unterschiede hauptsächlich auf holzanatomische Ursachen zurückzuführen, die sich aus dem Feinbau der Zellwände ergeben. Die Frage, ob zwischen den Holzarten hinsichtlich der Befallmuster typische Differentialmerkmale auftreten, kann innerhalb der Nadelholzgruppe nur bedingt, muß aber innerhalb der Laubholzgruppe sowie zwischen Laub- und Nadelholzgruppe voll bejaht werden.

Zusammenfassung

1. An Proben von zwei Laub- und fünf Nadelholzarten wurden die von Moderfäulepilzen verursachten mikromorphologischen Abbauerscheinungen untersucht. Ein Teil der Holzproben war zuvor in Kühltürmen ausgelegt, andere wurden Masten und Schwellen entnommen.

2. Die Moderfäule beginnt stets in den äußeren Holzschichten und schreitet allmählich nach innen fort. Dabei unterliegen sämtliche Zellarten einem enzymatischen Abbau durch charakteristische Befallmuster. Am stärksten werden Tracheiden und Fasern angegriffen. Es folgen in der Häufigkeit die Holzparenchymzellen und an letzter Stelle die Gefäße. Beim Ablauf des Zellwandabbaus können vier hintereinander auftretende Befallstadien unterschieden werden: ein Initial-, ein fortgeschrittenes, ein spätes Stadium und schließlich die Zerstörungszone als Endzustand.

3. Bei der Auflösung der Zellwandschichten wird die Sekundärwand bevorzugt. Die hierbei zu beobachtenden Befallmuster wurden zu 14 Formengruppen zusammengefaßt. Die Kavernen können 0,6...13 μ breit werden. Zwischen der Kavernenbreite und der Zellwanddicke besteht eine positive Korrelation, da vorwiegend im Frühholz schmale und im Spätholz breitere Befallmuster festgestellt worden sind. Innerhalb bestimmter Befallmuster-Kategorien weisen die Kavernenbreiten jedoch keine eindeutige Abhängigkeit von der Zellwanddicke auf. Mit dem Breiterwerden der Kavernen entstehen an den Enden bestimmter Formen kegelförmige Zuspitzungen. Die mittleren Öffnungswinkel derselben betragen in Buchenholzfasern 72° und in den Fasern bzw. Tracheiden von Eiche, Kiefer, Lärche und Fichte 47°...54°. Die Länge der Kavernen variiert zwischen 5...140 μ . Im Spätholz der Kiefer sind sie im Mittel etwa halb so lang wie im Frühholz. Die hintereinander aufgereihten Kavernen sind von Spitze zu Spitze durch einen Hyphenkanal verbunden. Er ist weniger als 0,5 μ breit und im allgemeinen zwischen 0,5...4,0 (9,0) μ lang.

4. Gestalt und Orientierung der Befallmuster sowie die Unterschiede zwischen den Holzarten werden hauptsächlich vom Feinbau der Zellwand und ihrem topochemischen Aufbau beeinflusst, sie werden weniger durch den artspezifischen Einfluß der Moderfäulepilze bedingt. Zwischen den Holzarten sind sowohl ähnliche als auch unterschiedliche Befallmuster zu bemerken. Innerhalb der Nadelhölzer und innerhalb der Laubhölzer überwiegt dabei das Gemeinsame das Trennende. Zwischen beiden Gruppen treten jedoch deutlich Abweichungen auf.

Summary

1. To determine the micromorphological symptoms of deterioration, samples of two hardwood and five softwood species were tested. A part of the wood samples were exposed in cooling towers and the others were taken from sleepers and telegraph poles.

2. The soft rot always starts from the outer parts of the wood samples and proceeds gradually to the inner regions. By this process all types of cells are subjected to enzymatical destruction and show characteristic infection patterns. Tracheids and fibers are primarily affected. Subsequently the parenchyma cells are attacked and finally the vessels. During the process of cell wall destruction four stages of deterioration can be distinguished: an initial stage, a developed stage, a late stage and finally as the last stage the destruction zone occurs.

3. Regarding the decomposition of the different cell wall layers the secondary wall is attacked first. The observed infection patterns – predominant cavities – have different forms. 14 groups of different forms can be distinguished. The cavities attain a diameter of 0,6...13 μ . Between the diameter of the cavity and the cell wall thickness a positive correlation exists: in early wood the narrow cavities prevail, whereas in late wood wider ones are observed. In the particular pattern groups the diameter of the cavities however are not clearly related to the cell wall thickness. With the increasing size of the cavities conical ends arise. Their average angle is 72° in beech fibers and in the fibers respectively tracheids of *Quercus robur*, *Pinus silvestris*, *Larix decidua* and *Picea abies* 47°...54°. The length of the cavities varies between 5...140 μ . In the late wood of *Pinus silvestris* they are on the average half as long as in the early wood. The cavities lined up one after the other are joined from point to point with a hyphal canal. It is less than 0,5 μ broad and in general 0,5...4,0 (9,0) μ long.

4. The shape and orientation of infection patterns as well as the differences between the wood species are mainly influenced by the fine structure of the cell wall and its topochemical composition. They are less conditioned by the typical specific influence of the softrot fungi. In the wood species similar as well as different infection patterns were found. Among the softwoods and the hardwoods the similarity dominates the differences. But between the two groups clear differences exist: in the hardwood fibers the secondary and tertiary wall can be de-

composed almost simultaneously, on the other hand in the softwood tracheids at first only the secondary wall is subjected to encymatical dissolution, were as the tertiary wall is decomposed in a later stage. Further differences between soft- and hardwoods are found in some infection patterns, their existence or their absence, the frequency of the form groups as well as the preferred angle of ascent in the cell walls.

Schrifttum

1. Bailey, A. J.: Ind. Engng. Chem., Anal. Ed. 8, 52, 389 (1936). (zit. n. E. Treiber 1957).
2. Bailey, I. W.: The preservative treatment of wood. I. Forestry Quarterly 11, 5—11 (1913). (zit. n. I. W. Bailey and M. R. Vestal 1937).
3. Bailey, I. W. u. M. R. Vestal: The significance of certain wood-destroying fungi in the study of the enzymatic hydrolysis of cellulose. J. Arn. Arbor. 18, 196—205 (1937).
4. Bellmann, H.: Zur Kenntnis der Zerstörung von Nadelhölzern durch Moderfäulepilze. Holz a. Roh- u. Werkst. 19, 429—434 (1961).
5. Conwentz, H.: Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig/Leipzig: 1890.
6. Courtois, H.: Untersuchungen über den Befall des Holzes durch *Ascomyceten* und *Fungi imperfecti* (Moderfäule). Inaugural-Diss., Staatsw. Fak. d. Univ. München 1963 (im Forstbotan. Institut).
- 6a. Courtois, H.: Beitrag zur Frage holzabbauender *Ascomyceten* und *Fungi imperfecti* Holzforschung (Dez. 1963). (Im Druck).
7. Dippel, L.: Das Mikroskop und seine Anwendung. Teil II, 2. Aufl. Braunschweig: 1898.
8. Duncan, C. G.: Wood-attacking capacities and physiology of soft rot fungi. U. S. For. Prod. Lab., Madison, Rep. No. 2173 (1960).
9. Findlay, W. P. K. u. J. G. Savory: Moderfäule, die Zersetzung von Holz durch niedere Pilze. Holz a. Roh- u. Werkstoff 12, 293—296 (1954).
10. Freund, H.: Handbuch der Mikroskopie in der Technik Bd. IV, Teil 2, Frankfurt a. M.: 1951.
11. Frey-Wyssling, A.: Submikroskopische Struktur und Mazerationsbilder nativer Cellulosefasern. Der Papierfabrikant H. 24/25, 212—217 (1938).
12. Frey-Wyssling, A.: Die pflanzliche Zellwand. Berlin-Göttingen-Heidelberg: 1959.
13. Habs, H.: Bakteriolog. Taschenbuch. 37. Aufl. Leipzig: 1956.
14. Hartig, R.: Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche. Berlin: 1878.
15. Kisser, J. u. W. Serentschy: Mikroskopische Untersuchungen an Heraklithplatten. Heraklith-Rundschau 7, 1—18 (1950).

16. Kollmann, F. u. E. Schmidt: Gefügezerrüttung und Festigkeitseinbußen von dauerbeanspruchtem Nadelholz. Holz a. Roh- u. Werkst. 20, 333—338 (1962).
17. Lange, P. W.: Sv. Papperstidn. 53, 749 (1950); 57, 525 (1954). (zit. n. E. Treiber 1957).
18. Liese, W.: On the decomposition of the cellwall by micro-organisms. Brit. W. P. Assoc. Cambridge: 1955, 159—160.
19. Liese, W.: Die Moderfäule, eine neue Krankheit des Holzes. Naturwiss. Rundschau 11, 419—425 (1959).
20. Liese, W.: Über die natürliche Dauerhaftigkeit einheimischer und tropischer Holzarten gegenüber Moderfäulepilzen. Mitt. DGfH 48, 18—28 (1961).
21. Liese, W.: Tertiary wall and warty layer in wood cells. J. Polymer Science 1963 (im Druck).
22. Liese, W. u. H. v. Pechmann: Untersuchungen über den Einfluß von Moderfäulepilzen auf die Holzfestigkeit. Fw. Cbl. 78, 9/10, 271—279 (1959).
23. Liese, W. u. R. Schmid: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Abbau des Holzes durch Pilze. Angew. Botanik 36, 291—298 (1962).
24. Lyr, H.: Die Bildung von Ektoenzymen durch holzerstörende und holzbewohnende Pilze auf verschiedenen Nährböden. Arch. f. Mikrobiol. 33, 266—282 (1959); 34, 189—203, 238—250, 418—433 (1959); 35, 258—278 (1960).
25. Meier, H.: Über den Zellwandabbau durch Holzvermorschungspilze und die submikroskopische Struktur von Fichtentracheiden und Birkenholzfäsern. Holz a. Roh- u. Werkst. 13, 323—338 (1955).
26. Meier, H.: Die Tertiärwand (in E. Treiber 1957, S. 219).
27. Meier, H. u. S. Ylinder: Die Tertiärwand in Fichtenzellstoff-Tracheiden. Svensk Papperstidn. 59, 395—401 (1956).
28. Roelofsen, P. A.: Eine mögliche Erklärung der typischen Korrosionsfiguren der Holzfasern bei Moderfäule. Holz a. Roh- u. Werkst. 14, 208—210 (1956).
29. Roelofsen, P. A.: The plant cell wall. Berlin: 1959.
30. Sachs, J., J. Clark u. J. Pew: An investigation of lignin distribution in the cell wall of certain woods. J. Polymer Science 1963 (im Druck).
31. Savory, J. G.: Breakdown of timber by *Ascomycetes* and *Fungi imperfecti*. Ann. appl. Biol. 41, 336—347 (1954).
32. Savory, J. G. u. L. C. Pinion: Chemical aspects of decay of beach wood by *Chaetomium globosum*. Holzforschung 12, 99—103 (1958).
33. Schacht, H.: Über eigentümliche, bisher noch nicht beobachtete Erscheinungen in den Verdickungsschichten gewisser Holzzellen. Botan. Zeitung 8, 39, 697—702 (1850).
34. Schacht, H.: Über die Veränderungen durch Pilze in abgestorbenen Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Botan. 3, 442—483 (1863).
35. Treiber, E.: Die Chemie der Pflanzenzellwand. Berlin-Göttingen-Heidelberg: 1957.
36. Tribe, H. T.: Ecology of micro-organisms in soils as observed during their development upon buried cellulose film. Microbiol. Ecology. University Press, Cambridge 1957.

